第 37 卷第 14 期　　生　态　学　报　　Vol.37,No.14
2017 年 7 月　　ACTA ECOLOGICA SINICA　　Jul.,2017

DOI: 10.5846/stxb201603290575
刘贵峰,刘玉平,达福白乙拉,程伟燕,高学磊,姜丽丽.大青沟自然保护区主要森林群落优势种的叶性状.生态学报,2017,37(14):4646-4655.
Liu G F, Liu Y P, Baiyila D F, Cheng W Y, Gao X L, Jiang L L.Leaf traits of dominant plants of main forest communities in Daqinggou Nature Reserve. Acta Ecologica Sinica,2017,37(14):4646-4655.

大青沟自然保护区主要森林群落优势种的叶性状

刘贵峰[1,*],刘玉平[1],达福白乙拉[2],程伟燕[1],高学磊[1],姜丽丽[3]

1 内蒙古民族大学农学院, 通辽　028000
2 内蒙古大青沟国家级自然保护区管理局, 甘旗卡　028000
3 中国科学院青藏高原研究所,高寒生态与生物多样性重点实验室,北京　100101

摘要: 植物功能性状是近年来生态学研究的热点。其中叶功能性状与植株生物量和植物对资源的获得、利用及利用效率的关系最为密切。大青沟森林植物群落分布于科尔沁沙地,生境条件非常特殊,在沙沟里存在着一片茂密的森林,与周围浩瀚无垠的沙坨景观形成极为鲜明的对照。从沟底到沟顶,虽然海拔高度仅相差六、七十米,但由于距离沟底水源不同,土壤条件差异大,形成了不同的森林植物群落类型。大果榆群落、蒙古栎群落和水曲柳群落分别分布在大青沟自然保护区的沟顶、沟中和沟底。为了对大青沟自然保护区,不同环境梯度下的森林植物群落叶片功能性状进行研究,以大青沟自然保护区大果榆、蒙古栎、水曲柳 3 种主要森林群落为研究对象,分别测定不同群落优势种的叶厚度、比叶面积、叶干物质含量、叶大小和叶干重等 5 项叶功能性状,研究叶功能性状之间的关系,并对不同生长型、不同群落叶功能性状进行比较。相关分析结果表明,叶厚度与比叶面积呈极显著负相关,与叶大小和叶干重呈极显著正相关;比叶面积与叶干物质含量、叶干重呈极显著负相关,与叶大小呈显著正相关;叶干物质含量与叶大小呈极显著负相关,与叶干重呈极显著正相关;叶大小与叶干重呈极显著正相关。不同生长型植物叶片性状的分析表明,草本植物的叶干物质含量比乔木和灌木低,而其比叶面积高于乔木和灌木;对不同群落叶功能性状进行比较发现,大果榆群落和蒙古栎群落乔木、灌木叶厚度与干物质含量显著高于水曲柳群落的叶厚度与干物质含量,二者比叶面积显著低于水曲柳群落。大果榆群落和蒙古栎群落从叶功能性状的角度,它们具有较高的叶干物质含量和较低的比叶面积,体现出适应干旱生境叶片的特征。水曲柳群落呈现出低叶干物质含量、高比叶面积的特征,体现出适应湿润、土壤水分较好生境的特征。不同群落通过调节自身的物种组成,形成不同的功能性状组合来适应环境。

关键词: 大青沟自然保护区;森林群落;优势种;叶性状;生长型

Leaf traits of dominant plants of main forest communities in Daqinggou Nature Reserve

LIU Guifeng[1,*], LIU Yuping[1], BAIYILA Dafu[2], CHENG Weiyan[1], GAO Xuelei[1], JIANG Lili[3]

1 *Agricultural College, Inner Mongolia University for the Nationalities, Tongliao* 028000, *China*
2 *The Management Bureau of Daqinggou National Protection Region, Ganqika* 028000, *China*
3 *Key Laboratory of Alpine Ecology and Biodiversity, Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100101, *China*

Abstract: Plant functional traits have been important issues in ecological research in recent years. Leaf functional traits have close relationships with the biomass, resource acquisition and utilization, and resource-use efficiency of plants. Daqinggou forest plant communities are located in the Horqin Desert, where the habitat conditions are very distinctive. There is a dense forest in the sand ditch, which forms a sharp contrast with the surrounding dune landscape. Although the difference in elevation from the bottom to the top of the ditch is only 60—70 m, different forest communities have developed

基金项目: 国家自然科学基金(31260108;41301600);内蒙古自治区人才开发基金

收稿日期: 2016-03-29;　　**网络出版日期:** 2017-03-02

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: liuguifeng1234@126.com

because of differences in soil conditions that have arisen at different distance from the water source in the bottom of the ditch. *Ulmus macrocarpa*, *Quercus mongolica*, and *Fraxinus mandshurica* communities are respectively located in the top, middle and bottom of the ditch in Daqinggou Nature Reserve. In order to study the different environmental conditions in the Daqinggou Nature Reserve, *U. macrocarpa*, *Q. mongolica*, and *F. mandshurica* communities were selected as the three main research objects. We measured five functional traits of dominant species in the main forest communities, namely, leaf thickness, specific leaf area, leaf dry matter content, leaf size, and leaf dry weight. The relationships between the different leaf functional traits were studied, and the leaf functional traits of different growth forms and different communities were compared. Correlation analysis showed that leaf thickness was significantly negatively correlated with specific leaf area and significantly positively correlated with leaf size and leaf dry weight. Specific leaf area was significantly negatively correlated with leaf dry matter content and leaf dry weight, and positively correlated with leaf size. Leaf dry matter content was significantly negatively correlated with leaf size and significantly positively correlated with leaf dry weight, whereas leaf size was significantly positively correlated with leaf dry weight. Analysis of the different growth forms showed that the leaf dry matter content of herbs was lower than that of trees and shrubs. However, the specific leaf area of herbs was higher than that of trees and shrubs. Comparison of the functional traits of different communities showed that in the *U. macrocarpa* and *Q. mongolica* communities, the leaf thickness and leaf dry matter content of trees and shrubs were significantly higher than those in the *F. mandshurica* community. In contrast, the specific leaf area of trees and shrubs in the *U. macrocarpa* and *Q. mongolica* communities were significantly lower than those in the *F. mandshurica* community. The higher leaf dry matter content and lower specific leaf area of trees and shrubs in the *U. macrocarpa* and *Q. mongolica* communities reflect their adaptation to a more arid environment. Similarly, the lower leaf dry matter content and higher specific leaf area of trees and shrubs in the *F. mandshurica* community reflect their adaptation to a moister environment. The species compositions in three main forest communities in the Daqinggou Nature Reserve have been regulated by the development of specific combinations of functional traits, which have enabled these species to adapt to the specific local environments.

Key Words: Daqinggou Nature Reserve; forest community; dominant species; leaf traits; growth form

植物功能性状是在形态、生理、物候等方面表征植物的生态策略,决定植物如何应对环境因素,并且进一步影响其他营养级和生态系统特性的植物性状[1],如生长型、最大高度、木材密度、比叶面积、叶干物质含量、光合能力、固氮能力、叶片氮磷含量、果实类型、种子大小和散布方式等植物形态、生理和物候等特征[2]。它反映了植物在表征生态系统功能方面的生态指示作用,强调其与生态系统过程和功能的关系[3]。植物的光合作用是陆地生态系统初级生产力的主要来源,是大多数生态系统中食物链的基础。同时,植物利用光合作用中获得的能量从环境中吸收营养物质,并支撑整个植株的新陈代谢。而叶片是植物光合作用的主要场所,植物叶的功能性状直接影响光合作用的速率和持久性,因而对植物个体的生存与繁殖极为重要[4-6]。植物的叶性状能够反映植物适应环境的策略,同时深刻影响着生态系统的生产力水平、能量流动和物质循环。对植物叶性状、叶性状之间的关系的研究一直是植物生态学的一个重要领域[7-9]。叶功能性状分为结构型性状和功能型性状。结构型性状指叶片的生物化学结构特征,包括叶面积、比叶面积、叶厚度、叶干物质含量等,此性状相对较稳定并可以很好地反映植物为获得最大化碳收获而采取的生存适应策略。功能型性状主要包括净光合速率、呼吸速率和气孔导度等,此性状体现叶片的生长代谢指标,并随时间和空间的变异相对较大,因此难以深入解释植物在长期进化过程中的适应机理[10-12]。

大青沟自然保护区是国家级自然保护区,是我国乃至世界罕见的沙地沟壑植物生态系统,是科尔沁沙地中仅存的一块原始森林植物群落。这条小小沙沟里存在的一片茂密森林与周围浩瀚无垠的沙坨景观形成鲜明对照,沟内溪水常年不冻,生境条件非常特殊。大青沟森林植物群落是经过长期的环境变迁残留下来的森林生态系统类型,对于正确认识该地区的环境、植被及气候的演变过程有重要意义[13]。在大青沟自然保护

区,从沟底到沟顶,虽然海拔高度仅相差六、七十米,但由于距离沟底水源不同,土壤条件差异大,形成了不同的群落类型。在大青沟自然保护区的沟顶、沟中和沟底,分别分布着大果榆(*Ulmus macrocarpa* Hance.)群落、蒙古栎(*Quercus mongolica* Fisch.)群落和水曲柳(*Fraxinus mandshurica* Rupr.)群落。目前关于叶功能性状的研究很多,研究目标通常是在宏观尺度上揭示植物对环境的适应机制[14-16]。但在某些特殊的生境中,较小的空间尺度下也存在较大的环境梯度差异,例如沙地沟壑生境。然而目前这种特殊生境的生态学研究较少,小尺度范围内的群落结构变化及其内在机制还缺乏系统研究。为了对大青沟自然保护区,不同环境梯度下的森林植物群落叶片功能性状进行研究,本文选取大青沟这 3 种具有代表性的森林群落作为研究对象,通过测定优势种叶厚度、比叶面积、叶干物质含量、叶大小和叶干重 5 项叶功能性状,探讨大青沟自然保护区不同森林群落优势种叶功能性状之间的关系;不同生长型叶性状间的差异;比较不同群落叶功能性状的差异。本文在相对较小的尺度,从群落水平开展研究,为大青沟自然保护区的资源保护利用、生态工程建设及生态环境的保护提供依据。

1 研究区概况

大青沟自然保护区位于内蒙古自治区东部通辽市科尔沁左翼后旗甘旗卡西南 24 km 处,地理位置为 122°13′—122°15′E,42°45′—42°48′N,总面积达 8183 hm^2。在保护区内分布有大、小青沟两大沟壑,大青沟长 20 km,沟深 40—50 m,沟宽平均 250 m,沟坡平均 36°。小青沟长 10 km,沟深 50—70 m,沟宽平均 200—300 m,坡度平均 28°。两沟内水流汇合后流入柳河,沟内水面宽 2—4 m,水深不超过 1 m。海拔高度沟上 225—253 m,沟下 173—200 m,为该区海拔最低的地方。沟外为一望无际,此起彼伏的沙丘,沙丘一般高度在 10 m 以下[17-18]。

2 研究方法

2.1 野外调查和固定样地设置

2013 年 6—9 月进行野外群落学调查,在对大青沟自然保护区进行全面踏查的基础上,每种群落类型设置 5 个 20 m×20 m 固定样地,共设置 15 个 20 m×20 m 样地。将每个 20 m×20 m 固定样地划分为 16 个 5 m×5 m 的小样方,在其中进行木本植物的调查,分别测量乔木坐标、胸径、树高、冠幅、枝下高,测量灌木高度、基径、冠幅、盖度,草本植物的株数、高度和盖度。在上述调查完成后还测定各样地的坡向、坡度、坡位、海拔高度等环境因子。温湿度数据使用 HOBOProTemp/RH dataloggers U23-001 采集,每个 400m^2样地内各放置 1 个记录仪,每隔 1h 自动测定并记录空气温度和相对湿度。生长季指的是 5—9 月。研究地点概况见表 1。

2.2 叶片采集

计算每个样地乔木层、灌木层、草本层各物种的重要值,选取重要值占优势(大于 0.1 的)的物种进行叶片采集。确定优势种后,每个样地中,每一优势种选择 5 株或 10 株(乔木、灌木为 5 株,草本为 10 株)生长成熟、长势良好的个体,采集完全展开、没有病虫害且未被遮光(一些阴生植物除外)的叶片。使用 5 米杆可伸缩高枝剪并请当地擅长爬树的人员协助,从每个个体冠层阳面采集至少 3 个带全部现存叶片的末端小枝,包括至少 20 片健康的成熟叶片或复叶的小叶,将采集的枝叶装入自封袋带回驻地,当天扫描叶片。

2.3 叶性状的测定

测定叶厚度(cm)、比叶面积(m^2/kg)、叶干物质含量(mg/g)、叶大小(cm^2)和叶干重(g)等 5 项指标。

2.3.1 叶厚度的测定方法

将一株树上的 5 片叶子叠放在一起,沿着主脉的方向均匀选 3 个点,选用精度为 0.02 mm 的游标卡尺,测量叶片主脉一侧约 0.25 cm 处的厚度,测得的 3 个厚度值做平均再除以 5 即该组叶片的平均厚度,每株树测 5 组,其平均值即该株树叶片的平均厚度,每种树测 5 株,其平均值即该种树的叶片平均厚度[11,19]。

2.3.2 叶大小、叶干重和比叶面积的测定方法

用 HP G3110 扫描仪扫描采集的优势树种的叶面积,每株树扫描 5 组,用 Note 叶面积计算软件计算出每

组的叶面积,除以相应的叶片个数,得到的平均值就是叶大小(cm^2);将扫描后的叶片放入信封中,带回实验室,将叶片放入 80℃烘箱内烘干 24 h 后取出称重,测定干重,叶干重 = 干重/叶片个数;SLA = 叶片面积(m^2)/叶片干重(kg)[19-20]。

表 1 研究地点概况

Table 1 Brief information of study area

样地 Plot	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	海拔 Altitude/m	坡度 Slope degree/(°)	坡向 Slope aspect	坡位 Slope position	郁闭度 Canopy density	土壤水分 Soil water/%	生长季平均温度 Mean temperature of growth season(F)	生长季平均相对湿度 Mean relative humidity of growth season/%
大果榆群落 *Ulmus macrocarpa* community										
1	122.18848	42.77215	250	5	北坡	上坡位	0.75	5.408	66.872	66.186
2	122.18786	42.77558	255	0	平地	上坡位	0.80	7.011	67.305	70.398
3	122.18917	42.77486	253	0	平地	上坡位	0.60	7.288	67.016	70.696
4	122.20650	42.77145	247	5	西坡	上坡位	0.80	4.551	67.498	70.376
5	122.22873	42.78646	258	0	平地	上坡位	0.50	5.039	68.571	70.035
蒙古栎群落 *Quercus mongolica* community										
1	122.17829	42.78511	258	5	北坡	中坡位	0.80	7.937	67.112	71.185
2	122.17748	42.78624	250	20	西南坡	中坡位	0.70	5.802	71.256	71.849
3	122.20428	42.77095	255	5	西南坡	中坡位	0.80	5.974	67.150	69.978
4	122.22822	42.78776	249	5	西南坡	中坡位	0.60	5.192	67.239	69.977
5	122.19872	42.77180	259	5	南坡	中坡位	0.80	6.956	67.247	69.985
水曲柳群落 *Fraxinus mandshurica* community										
1	122.18138	42.77220	208	5	东坡	下坡位	0.80	25.421	63.166	82.941
2	122.18305	42.77059	185	5	东北坡	下坡位	0.60	42.251	62.750	82.950
3	122.18256	42.77102	197	5	东坡	下坡位	0.80	36.142	63.416	83.220
4	122.18655	42.76899	199	5	东南坡	下坡位	0.70	20.028	62.931	83.262
5	122.18536	42.76947	200	7	东坡	下坡位	0.80	22.679	62.597	84.646

2.3.3 叶干物质含量的测定方法

将叶片放在清水中置于黑暗处浸泡 12 h 后,取出后迅速用滤纸吸干叶片表面的水分,在 1/10000 的电子天平上称重(饱和鲜重)。将叶片放入 80℃烘箱内烘干 24 h 后取出称重(干重)。LDMC = 叶片干重(mg)/叶片饱和鲜重(g)[21]。

2.4 数据处理方法

2.4.1 重要值的计算

选取重要值大于 0.1 的物种进行叶片采集和测定。乔木重要值 = (相对密度+相对显著度+相对频度)/300;灌木重要值 = (相对密度+相对盖度+相对频度)/300;草本重要值 = (相对高度+相对盖度+相对频度)/300[19-20]。各样地优势种见附录 1。

2.4.2 Pearson 相关分析

首先对各样地优势树种的叶性状进行测定,测定的叶性状值经过汇总处理用 SPPS 19.0 进行叶功能性状间的 Pearson 相关检验。

2.4.3 不同生长型叶性状的比较

将所有优势种分为乔木、灌木、草本 3 种生长型,进行叶性状的比较。采用 One-way ANOVA 分析,并用 Duncan 法对各参数平均数进行显著性检验,用 Excel 2010 完成作图。

2.4.4 群落间叶功能性状的比较

将每个群落,测定的叶功能性状值,分为不同生长型,结合相应的重要值进行加权平均,然后把同一群落、不同生长型叶功能性状加权值进行平均,从而对不同群落、不同生长型叶性状值进行比较[19-20]。采用 One-way ANOVA 分析,并用 Duncan 法对各参数平均数进行显著性检验,用 Excel 2010 完成作图。

3 结果与分析

3.1 叶功能性状间的相关分析

从表 2 可以看出,大青沟自然保护区所有优势种叶性状之间的关系:叶厚度与比叶面积呈极显著负相关,与叶大小和叶干重呈极显著正相关;比叶面积与叶干物质含量、叶干重呈极显著负相关,与叶大小呈显著正相关;叶干物质含量与叶大小呈极显著负相关,与叶干重呈极显著正相关;叶大小与叶干重呈极显著正相关。也就是说,叶子越厚,叶大小、叶干重也越大;比叶面积越大,叶干物质含量和叶干重越小;叶大小越大,叶干重也越大。

表 2 大青沟自然保护区所有优势种叶性状 Pearson 相关分析

Table 2 Pearson correlation analysis of all dominant species in Daqinggou Nature Reserves

功能性状 Functional traits	叶厚度 Leaf thickness	比叶面积 Specific leaf area	叶干物质含量 Leaf dry matter content	叶大小 Leaf size	叶干重 Leaf dry weight
叶厚度 Leaf thickness	1	-0.145**	0.033	0.498**	0.589**
比叶面积 Specific leaf area		1	-0.658**	0.091*	-0.393**
叶干物质含量 Leaf dry matter content			1	-0.186**	0.334**
叶大小 Leaf size				1	0.680**
叶干重 Leaf dry weight					1

** $P<0.01$; * $P<0.05$; $N=745$

3.2 不同生长型植物叶片性状的分析

从图 1 可以看出,叶厚度灌木和草本之间没有显著差异,二者与乔木之间具有显著差异,乔木叶厚度最大;比叶面积和叶干物质含量变化趋势正好相反,乔木和灌木的比叶面积、叶干物质含量均无显著差异,二者均与草本的比叶面积和干物质含量具有显著差异,草本的比叶面积最大,叶干物质含量最小;乔木和草本的叶大小无显著差异,二者与灌木叶大小具有显著差异,灌木叶大小最小;乔木、灌木、草本叶干重均具有显著差异,呈现出乔木>灌木>草本的趋势。

3.3 不同群落叶功能性状的比较

从图 2 可以看出,各群落乔木,叶厚度大果榆群落和蒙古栎群落无显著差异($P>0.05$),二者均与水曲柳群落具有显著差异,水曲柳群落叶厚度最小;比叶面积大果榆群落和蒙古栎群落无显著差异($P>0.05$),二者均与水曲柳群落具有显著差异,水曲柳群落比叶面积最大;叶干物质含量蒙古栎群落和大果榆群落没有显著差异($P>0.05$),二者均与水曲柳群落具有显著差异,水曲柳群落叶干物质含量最小;叶大小大果榆群落和水曲柳群落无显著差异,二者均与蒙古栎群落具有显著差异,且蒙古栎群落叶大小最大;叶干重蒙古栎群落和大果榆群落无显著差异($P>0.05$),二者均与水曲柳群落具有显著差异,且水曲柳群落叶干重最小。各群落之间的灌木,叶大小无显著差异($P>0.05$),叶厚度、比叶面积和干物质含量变化趋势均与乔木一样;叶干重只有大果榆群落和水曲柳群落有显著差异($P<0.05$),其他均无显著差异,水曲柳群落叶干重最小。各群落的草本,叶厚度和叶干重均无显著差异($P>0.05$),比叶面积变化趋势与乔木和灌木一样;叶干物质含量只有蒙古栎群落和水曲柳群落有显著差异,其他均无显著差异($P>0.05$);叶大小水曲柳群落最大,且与蒙古栎和大果榆群落具有显著差异。

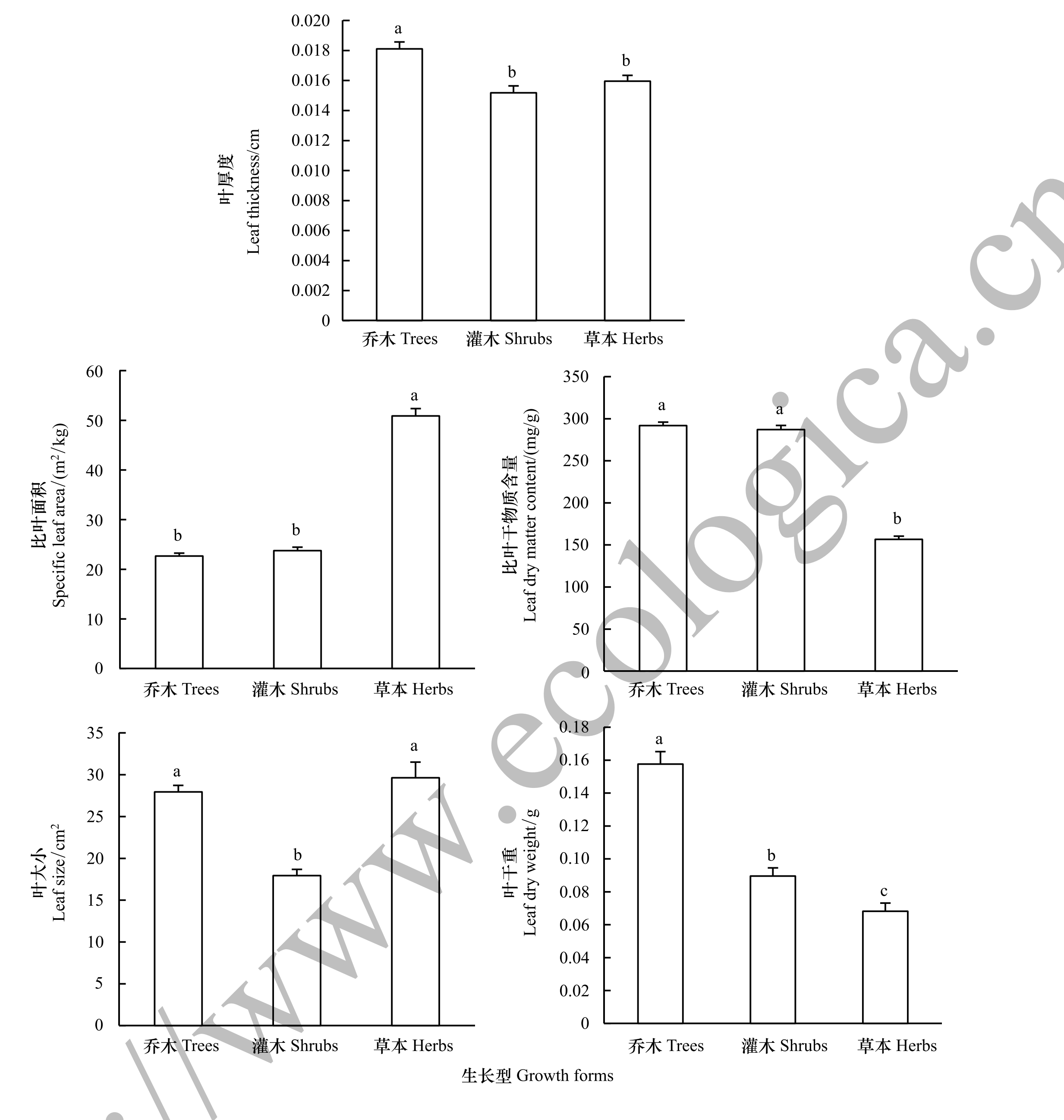


图 1　不同生长型叶功能性状

Fig.1　Leaf functional traits in different growth forms

不同小写字母代表不同生长型叶性状之间具有显著差异(P<0.05);图中数据为平均值±标准误差

4　结论与讨论

4.1　叶功能性状间的关系

许多研究表明,叶干物质含量与比叶面积之间呈负相关关系[22-24],本研究结果与其一致。叶干物质含量的增加,即比叶面积的减小,使叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力增大,降低植物内部水分散失[22]。叶片厚度通常被作为一个非常有价值的特性,它在植物生长方面扮演着重要角色,其与植物获取资源、利用资源的策略都极其相关[25-27]。Reich 等以及 Witkowski 等研究发现养分贫瘠环境中,植物叶片较厚[28-29]。Reich 等认为比叶面积较低的植物叶常形成厚度较大而面积较小的叶片[28]。李宏伟等[20]对黄土高原子午岭不同森林群落叶功能性状研究表明,LT 与 SLA 呈极显著负相关。杨建军等[30]对云南地区高山栲(*Castanopsis*

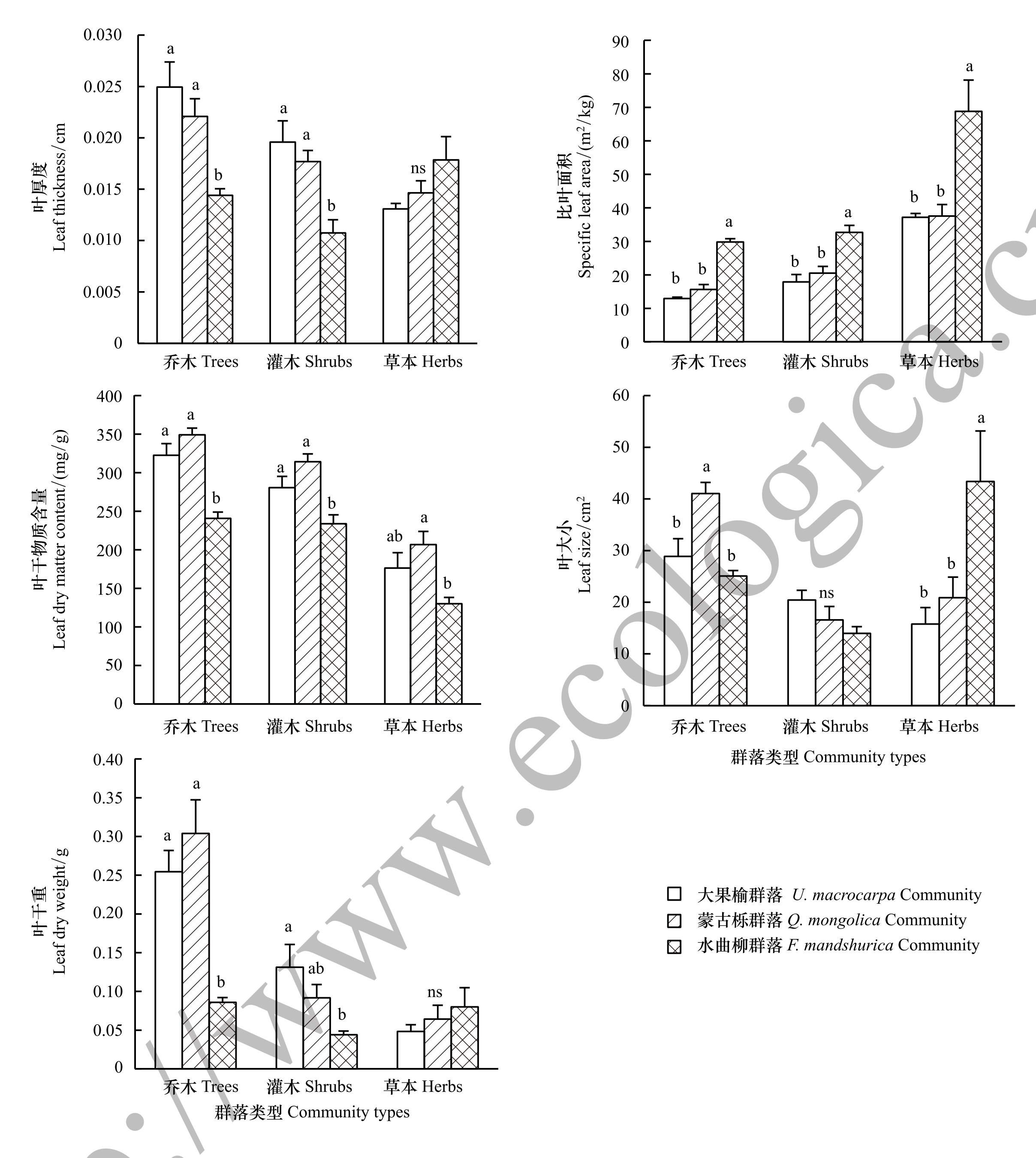


图 2 不同群落叶功能性状

Fig.2 Leaf functional traits in different communities

不同小写字母代表不同群落不同生长型叶性状之间具有显著差异(P<0.05); ns 表示不同群落不同生长型叶性状之间无显著差异; 图中数据为平均值±标准误差

delavayi Franch)叶性状研究表明,叶厚度与比叶面积呈极显著负相关。宋光等[31]对陕北黄土高原刺槐植物功能性状研究表明,刺槐植物功能性状相互之间都有一定的相关关系,比叶面积(SLA)与叶厚度(LT)呈极显著负相关关系。Riva 等[23]研究表明,比叶面积与叶厚度呈极显著负相关。这些研究与本文叶厚度与比叶面积之间呈负相关的关系一致。

4.2 不同生长型植物叶片性状的分析

本研究表明,草本植物的叶干物质含量比乔木和灌木低,而其比叶面积高于乔木和灌木(图 1,图 2)。宝乐等[19]对东灵山地区不同森林群落叶功能性状研究表明,草本植物的叶干物质含量普遍比乔木和灌木低,而

其比叶面积普遍高于乔木和灌木。施宇等[32]对黄土丘陵区延河流域植物功能性状研究表明,不同生长型功能性状在环境梯度下存在差异,表现为草本植物相对木本植物有更大的比叶面积。吕金枝等[33]对山西霍山30 种不同功能型植物叶性特征的研究表明,草本植物的比叶面积最大,灌木次之,乔木最小。Chen[34]等对大青沟保护区 147 物种的 SLA、N、P、C/N、C/P、N/P 进行研究表明,草本植物比叶面积高于灌木和乔木。Wright等[35]的研究表明,平均来说,与草本相比,乔木和灌木有更低的比叶面积。本文研究结果与以上研究结果一致。也就是说,不同生长型植物,对环境的适应能力明显不同,这是由于不同生长型物种对叶片氮的分配策略不同。乔木和灌木往往分配较多的生物量和氮于细胞壁,以增强叶片韧性,同时积累较多的光合产物为越冬和第 2 年的生长做准备,因而其比叶面积,分配到光合器中的氮较少,以致其光合能力较低。而草本植物分配较多的有机氮于类囊体和 RuBP 羧化酶中使其具有较高的光合能力,植物生长加快,尤其是地上部分生长迅速,叶片较薄,叶面积增大,SLA 较高[19,36]。

4.3　不同群落间叶功能性状的比较

叶片干物质含量和比叶面积是植物功能生态学研究中最常用的性状,它们在植物叶片功能中发挥着重要作用,能反映植物对资源获取和利用情况[2],研究指出叶片干物质含量高,比叶面积小的植物资源获取能力强,更能在逆境中占优势[22,37]。Hodgson 等[38]认为比叶面积是最适合研究的植物功能性状,它能代表土壤的肥力,比叶面积是叶干物质含量与叶厚度综合作用的结果。

大果榆群落和蒙古栎群落分别分布在沟顶、沟中,距离水源相对较远,具有叶厚度较大、比叶面积较小、叶干物质含量较大的叶片功能性状。水曲柳群落分布在沟底,距离水源较近,具有叶厚度较小、比叶面积较大、叶干物质含量较小的叶片功能性状。以水曲柳为主的群落在长期的自然演替过程中已达到与生境条件相互适应的动态平衡过程,它仅仅是一种小生境条件作用下的隐域性稳定植被系统。以蒙古栎为主的群落在当地处于稳定状态,并与当地的大气候条件相适应,以大果榆为主的群落则处于相对不稳定的状态中[39]。蒙古栎群落和大果榆群落从叶功能性状的角度,它们具有较高的叶干物质含量和较低的比叶面积,体现出适应干旱生境叶片的特征。水曲柳群落呈现出低叶干物质含量、高比叶面积的特征,体现出适应湿润、土壤水分较好生境的特征。大青沟自然保护区,3 种主要森林植物群落,通过调节自身的物种组成,形成不同的功能性状组合来适应环境。Riva 等[23]的研究表明,群落水平的植物功能性状之间的关系要强于物种水平的,支持了主要物种更适合当地环境条件,形成植被功能群的假设。

参考文献(References):

[1] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E, Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, de Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, van der Heijden M G A, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 2013, 61(3): 167-234.

[2] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchman N, Gurvich D E, Reich P B, ter Steege H, Morgan H D, van der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 2003, 51(4): 335-380.

[3] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境和生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.

[4] Kikuzawa K. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. The American Naturalist, 1991, 138(5): 1250-1263.

[5] Li L, Mccormack M L, Ma C G, Kong D L, Zhang Q, Chen X Y, Zeng H, Niinemets Ü, Guo D L. Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests. Ecology Letters, 2015, 18(9): 899-906.

[6] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997, 94(25): 13730-13734.

[7] Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, Wright I J, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice I C, Garnier E, Bönisch G, Westoby M, Poorter H, Reich P B, Moles A T, Dickie J, Gillison A N, Zanne A E, Chave J, Wright S J, Sheremet′ev S N, Jactel H, Baraloto C,

Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig J S, Günther A, Falczuk V, Rüger N, Mahecha M D, Gorné L D. The global spectrum of plant form and function. Nature, 2016, 529(7585): 167-171.
[8] Zhang J L, Poorter L, Cao K F. Productive leaf functional traits of Chinese savanna species. Plant Ecology, 2012, 213(9): 1449-1460.
[9] Blonder B, Vasseur F, Violle C, Shipley B, Enquist B J, Vile D. Testing models for the leaf economics spectrum with leaf and whole-plant traits in *Arabidopsis thaliana*. AoB Plants, 2015, 7: plv049.
[10] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. 植物生态学报, 2004, 28(6): 844-852.
[11] 刘金环, 曾德慧, Lee D K. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系. 生态学杂志, 2006, 25(8): 921-925.
[12] 黄文娟, 李志军, 杨赵平, 白冠章. 胡杨异形叶结构型性状及其相互关系. 生态学报, 2010, 30(17): 4636-4642.
[13] 赵学勇, 常学礼, 张志坚, 李玉山, 韩凤楼. 大青沟国家自然保护区土地利用与覆盖变化研究. 中国沙漠, 1999, 19(S1): 132-136.
[14] Niinemets Ü, Keenan T F, Hallik L. A worldwide analysis of within-canopy variations in leaf structural, chemical and physiological traits across plant functional types. New Phytologist, 2015, 205(3): 973-993.
[15] Meng T T, Wang H, Harrison S P, Prentice I C, Ni J, Wang G. Responses of leaf traits to climatic gradients: adaptive variation versus compositional shifts. Biogeosciences Discussions, 2015, 12(18): 7093-7124.
[16] Tian M, Yu G R, He N P, Hou J H. Leaf morphological and anatomical traits from tropical to temperate coniferous forests: mechanisms and influencing factors. Scientific Reports, 2016, 6: 19703.
[17] 郑元润. 大青沟森林植物群落物种多样性研究. 生物多样性, 1998, 6(3): 191-196.
[18] 刘贵峰, 程伟燕, 刘玉平, 张淑娟. 大青沟自然保护区主要森林群落优势种的种群结构与动态. 西北植物学报, 2014, 34(4): 843-850.
[19] 宝乐, 刘艳红. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较. 生态学报, 2009, 29(7): 3692-3703.
[20] 李宏伟, 王孝安, 郭华, 王世雄, 夏菲. 黄土高原子午岭不同森林群落叶功能性状. 生态学杂志, 2012, 31(3): 544-550.
[21] 周欣, 左小安, 赵学勇, 刘川, 吕朋. 科尔沁沙地中南部 34 种植物叶功能性状及其相互关系. 中国沙漠, 2015, 35(6): 1489-1495.
[22] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. New Phytologist, 1999, 143(1): 155-162.
[23] de la Riva E G, Tosto A, Pérez-Ramos I M, Navarro-Fernández C M, Olmo M, Anten N P R, Marañón T, Villar R. A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: is there coordination among leaf, stem and root traits? Journal of Vegetation Science, 2016, 27(1): 187-199.
[24] Wright I J, Cannon K. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. Functional Ecology, 2001, 15(3): 351-359.
[25] Agustí S, Enríquez S, Frost-Christensen H, Sand-Jensent K, Duarte C M. Light harvesting among photosynthetic organisms. Functional Ecology, 1994, 8(2): 273-279.
[26] Vile D, Garnier E, Shipley B, Laurent G, Navas M L, Roumet C, Lavorel S, Díaz S, Hodgson J G, Lloret F, Midgley G F, Poorter H, Rutherford M C, Wilson P J, Wright I J. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. Annals of Botany, 2005, 96(6): 1129-1136.
[27] 罗璐, 申国珍, 谢宗强, 喻杰. 神农架海拔梯度上 4 种典型森林的乔木叶片功能性状特征. 生态学报, 2011, 31(21): 6420-6428.
[28] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, Vose J M, Volin J C, Gresham C, Bowman W D. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. Oecologia, 1998, 114(4): 471-482.
[29] Witkowski E T F, Lamont B B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. Oecologia, 1991, 88(4): 486-493.
[30] 杨建军, 苏文华, 王玲玲, 杨锐, 杨波, 张博睿. 高山栲叶性状种内变异及其与环境因子的关系. 广东农业科学, 2015, 42(12): 153-158.
[31] 宋光, 温仲明, 郑颖, 丁曼. 陕北黄土高原刺槐植物功能性状与气象因子的关系. 水土保持研究, 2013, 20(3): 125-130.
[32] 施宇, 温仲明, 龚时慧, 宋光, 郑颖, 丁曼. 黄土丘陵区植物功能性状沿气候梯度的变化规律. 水土保持研究, 2012, 19(1): 107-111, 116-116.
[33] 吕金枝, 苗艳明, 张慧芳, 毕润成. 山西霍山不同功能型植物叶性特征的比较研究. 武汉植物学研究, 2010, 28(4): 460-465.
[34] Chen F S, Niklas K J, Zeng D H. Important foliar traits depend on species-grouping: analysis of a remnant temperate forest at the Keerqin Sandy Lands, China. Plant and Soil, 2011, 340(1): 337-345.
[35] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.
[36] 郑淑霞, 上官周平. 不同功能型植物光合特性及其与叶氮含量、比叶重的关系. 生态学报, 2007, 27(1): 171-181.
[37] 宋彦涛, 周道玮, 王平, 李强. 松嫩草地 66 种草本植物叶片性状特征. 生态学报, 2013, 33(1): 79-88.

[38] Hodgson J G, Montserrat-Martí G, Charles M, Jones G, Wilson P, Shipley B, Sharafi M, Cerabolini B E L, Cornelissen J H C, Band S R, Bogard A, Castro-Díez P, Guerrero-Campo J, Palmer C, Pérez-Rontomé M C, Carter G, Hynd A, Romo-Díez A, de Torres Espuny L, Royo Pla F. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? Annals of Botany, 2011, 108(7): 1337-1345.

[39] 郑元润. 大青沟植物群落稳定性研究. 生态学报, 1999, 19(4): 578-580.

附录 1　各样地优势种组成

Appendix 1 Dominant species in the five plots of each forest community

样地 Plot	乔木 Trees	灌木 Shrubs	草本 Herbs
大果榆群落 *U. macrocarpa* commnity			
1	大果榆、小叶朴、鸡桑	山杏	羊草、黄精、大麻、大籽蒿、抱茎苦荬菜、益母草
2	大果榆、山杏、叶底珠	小叶朴、小叶鼠李	黄精、羊草、抱茎苦荬菜、大麻、细叶益母草
3	大果榆、榆树、元宝枫、鸡桑	山杏	芦苇、野艾蒿
4	大果榆、元宝枫、山杏	小叶朴、小叶鼠李	野古草、抱茎苦荬菜、萝藦、益母草、箭头唐松草
5	大果榆、蒙古栎	大果榆幼苗、山里红	黄精、野艾蒿、大籽蒿、萝藦
蒙古栎群落 *Q. mongolica* community			
1	蒙古栎、大果榆、鸡桑	山杏、鼠李	万年蒿、黄精、大麻、玉竹
2	蒙古栎、大果榆、元宝枫	山里红、小叶朴	羊草、万年蒿、抱茎苦荬菜、萝藦
3	蒙古栎、大果榆、元宝枫	小叶朴、小叶鼠李、鼠李	黄精、玉竹、野稗
4	蒙古栎、大果榆、元宝枫	山杏、鼠李、小叶朴	野古草、芦苇、紫苞鸢尾
5	蒙古栎、元宝枫、大果榆	小叶朴、鼠李	虎尾草、黄精、玉竹
水曲柳群落 *F. mandshurica* community			
1	水曲柳、稠李、春榆、茶条槭、山荆子	卫矛、金银木	野古草、龙牙草、鸡腿堇菜、大花杓兰、东北天南星
2	水曲柳、春榆、山荆子、茶条槭、黄檗	金银木、卫矛	东北天南星、鼠掌老鹳草、牛蒡子、牛尾菜、落新妇
3	水曲柳、春榆、稠李	卫矛、金银木	翼果苔草、落新妇、鸡腿堇菜、水芹
4	水曲柳、春榆、元宝枫、山荆子、茶条槭	金银木、卫矛	禾秆蹄盖蕨、水芹、羊乳、鼠掌老鹳草、鸡腿堇菜
5	水曲柳、元宝枫、春榆、稠李、黄檗	金银木	万年蒿、透骨草、落新妇、龙牙草、东北天南星

小叶朴 *Celtis bungeana* Bl.;鸡桑 *Morus australis* Poir.;山杏 *Armeniaca sibirica* (Linn.) Lam.;叶底珠 *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd.;榆树 *Ulmus pumila* L.;元宝枫 *Acer truncatum* Bunge 稠李 *Padus racemosa* (Lam.) Gilib.;春榆 *Ulmus davidiana* Planch var.;*japonica* (Rehd.) Nakai.;茶条槭 *Acer ginnala* Maxim.山荆子 *Malus baccata* (Linn.) Borkh.;黄檗 *Phellodendron amurense* Rupr.小叶鼠李 *Rhamnus parvifolia* Bunge.;山里红 *Crataegus pinnatifida* Bge.;鼠李 *Rhamnus davurica* Pall.;卫矛 *Euonymus alatus* (Thunb.) Sieb.;金银木 *Lonicera maackii* (Rupr.) Maxim.;羊草 *Aneurolepidium chinensis* Kitag.;黄精 *Polygonatum sibiricum* Redoute.;大麻 Cannabis sataiva L.;大籽蒿 Artemisia sieversiana Ehrhart ex Willd.;抱茎苦荬菜 *Ixeris sonchifolia* Bunge Hance.;益母草 *Leonurus japonicus* houttuyn.;细叶益母草 *Leonurus sibiricus* L.;芦苇 *Phragmites communis* Trin.;野艾蒿 *Artemisia lavandulaefolia* DC.;野古草 *Arundinella hirta* (Thunb.) Tanaka.;萝藦 *Metaplexis japonica* Makino.;箭头唐松草 *Thalictrum simplex* L.;万年蒿 *Artemisia sacrorum* Ledeb.;玉竹 *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce var.;*pluriflorum* (Mig) Ohwi;野稗 *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv.;紫苞鸢尾 *Iris ruthenica* Ker-Gawler.;虎尾草 *Chloris virgata* Sw.;龙牙草 *Agrimonia pilosa* Ledeb.;鸡腿堇菜 *Viola acuminata* Ledeb.;大花杓兰 *Cypripedium macranthum* Sw.;东北天南星 *Arisaema amurense* Maxim.;鼠掌老鹳草 *Geranium sibiricum* L.;牛蒡子 *Arctium lappa* L.;牛尾菜 *Smilax nipponica* Miq.;落新妇 *Astilbe chinensis* Maxim.;翼果苔草 *Carex neurocarpa* Maxim.;水芹 *Oenanthe javanica* (Blume.) DC;禾秆蹄盖蕨 *Athyrium yokoscense* (Franch.et.Sav.);羊乳 *Codonopsis lanceolata* (Sieb.;et Zucc.) Trautv.;透骨草 *Phryma leptostachya* L.;subsp.;*asiatica* (Hara) Kitamura